Vestnik zoologii, **37**(5): 61–67, 2003

УДК 639.111:599.6-15

ОСОБЛИВОСТІ ГОНУ ЛАНІ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ (*DAMA DAMA*) В УМОВАХ НАПІВВІЛЬНОГО УТРИМАННЯ В ЗАПОВІДНИКУ «АСКАНІЯ-НОВА»

В. М. Смаголь [1], Є. П. Стекленьов [2]

[1] *Інститут тваринництва степових районів «Асканія-Нова», вул. Червоноармійська, 1, смт Асканія-Нова, Чаплинський р-н, Херсонська обл., 75230 Україна*
[2] *Біосферний заповідник «Асканія-Нова», вул. Фрунзе, 13, смт Асканія-Нова, Чаплинський р-н, Херсонська обл., 75230 Україна*

Одержано 30 травня 2002

Особенности гона лани европейской (*Dama dama*) в условиях полувольного содержания в заповеднике «Аскания-Нова». Смаголь В. Н., Стекленев Е. П. — В течение 1995–1997 гг. в заповеднике «Аскания-Нова» изучали сроки половой активности и особенности поведения лани (*Dama dama* Linnaeus). Установлено, что начало проявления половой активности у самцов происходит в первой половине октября, гон и спаривания животных — 2–3 недели спустя. Снижение их половой активности происходит постепенно, начиная со второй половины ноября. Специфика репродуктивного поведения лани в неволе заключается в том, что самцы не проявляют инстинкта территориальности (как это происходит в естественных условиях), а разыскивают группы самок и присоединяются к ним, образуя гаремы, что можно рассматривать как адаптацию к условиям среды и содержания (ограниченная площадь загонов, высокая плотность их заселения, открытость биотопа и т. п.).

Ключевые слова: лань, гон, гарем, брачная территория.

Peculiarities of the Heat of Fallow-Deer (*Dama dama*) under the Conditions of Semi-Free Maintenance in the Reserve «Ascania Nova». Smagol V. M., Steklyenyov E. P. — Periods of sexual activity and the behavior peculiarities of fallow-deer (*Dama dama* Linnaeus) have been investigated in the “Ascania Nova” Reserve during 1995–1997 years. It is found out that the beginning of manifestation of sexual activity of the males of fallow-deer is marked in the first half of October, and heat and coupling — two or three weeks later. Decrease of their sexual activity passes gradually, starting with the second half of November. Peculiarity of the sexual behavior of fallow-deer lies in what the males do not show the instinct of territory (as it happens under the natural conditions) and look for groups of the females and join them, forming harems. This is assumed to be an adaptation to the maintenance conditions, namely: scantiness of square of the enclosures, high density of occupancy of the enclosures, open nature of the biotope).

Key words: fallow-deer, heat, harem, matrimonial territory.

Вступ

Самці лані європейської (*Dama dama* Linnaeus), як і переважна більшість представників родини оленячих, — полігами, тобто за період гону дорослий самець парується з кількома самками. Останні тримаються групами по кілька голів, якими і намагаються заволодіти самці. Лань — один з небагатьох видів, у яких відзначено альтернативні системи гону (Apollonio, 1989); вони можуть паруватися на окремих ізольованих демонстраційних відділках, хоча у більшості випадків утворюють так звані шлюбні скупчення. В останньому випадку свої індивідуальні відділки самці розташовують поряд — на спільній шлюбній території. Кілька центральних відділків складають центральну площу розмноження, або ток, який навіть найсильніші самці можуть утримати протягом лише декількох діб, оскільки в результаті конкурентної боротьби витісняються на території, які розташовані все далі від центру; згодом, ослабнувши, вони зовсім покидають загальну шлюбну територію. Утворення таких «багатосамцевих» територій у лані зумовлюється підвищеною щільністю популяції (Apollonio, 1989), а також типологією ландшафту, яка характеризується високою концентрацію самок на обмеженій площі і, як правило, спостерігається у місцях їх харчування чи на шляху пересування до таких місць (Carranza, 1992). Пересуваючись по шлюбній території, самки лані зупиняються на індивідуальному

відділку окремого самця, де перебувають від кількох годин до кількох діб, протягом яких самець утворює гарем, домінує над самками і парується з ними. Тривалість періоду, протягом якого самець лані утримує відділок на шлюбній території — один із основних показників його успіху у паруванні (Apollonio et al., 1989). Другий показник, який визначає репродуктивний успіх самця, — це розміщення його відділку по відношенню до основного маршруту руху самок по шлюбній території. Дж. Дойч (Deutsch, 1993) вказує, що самки лані, перебуваючи на шлюбній території, виявляють тенденцію групуватися з іншими самками і тому, на думку М. Хіаріва-Хасегава (Hiariwa-Hasegawa, 1992), їх цікавить той самець, на відділку якого знаходиться більше самок. Таким чином, остаточний вибір статевого партнера у лані залишається, здебільшого, за самкою і відбувається під впливом поведінки інших самок.

Згідно з думкою М. Аполоніо та співавт. (Apollonio et al., 1989) та М. Хіаріва-Хасегава (Hiariwa-Hasegawa, 1992), репродуктивний успіх самця не залежить від його успіху в шлюбних сутичках. М. Феста-Б'янхет і співавт. (Festa-Bianchet et al., 1990) зазначають, що один із досліджуваних ними самців, який не виграв жодної із 6 сутичок, тим паче парувався з 46 самками. Інший самець, який мав на своєму рахунку 12 перемог і 4 поразки, здійснив лише одну копуляцію внаслідок того, що самки, занепокоєні шумом бійки, як правило, залишали територію, на якій вона починалася. Щоправда, Т. Клутон-Брок і співавт. (Clluton-Brock et al., 1989) вказують, що такі самки здебільшого повертаються до попереднього господаря. Автори зазначають при цьому, що репродуктивний успіх самця у великій мірі визначається також його фенотипом.

Територіальні самці, які втратили свої гареми, швидко відновлюють їх за рахунок самок сусідніх гаремів, що також розпалися. При захисті ж ізольованих «точків» (окремих демонстраційних відділків) самці, які втрачають гарем, рідко швидко його відновлюють. Т. Клутон-Брок (Clluton-Brock, 1992) вважає, що модель шлюбної території дуже вигідна для територіальних самців, оскільки групове розміщення відділків дозволяє постійно підтримувати самок у стані підвищеної статевої активності. Крім того, на шлюбних територіях самки захищені від переслідування нетериторіальними молодими самцями.

М. Аполоніо та співавт. (Apollonio et al., 1989) вказують, що окремі шлюбні відділки самців лані мають свої переваги перед груповими у тому, що поодинокі самці рідко вступають у бійки, менше виснажуються і практично не отримують серйозних поранень та пошкоджень рогів.

В умовах обмеженої площі загонів, високої щільності заселення їх тваринами та відкритості біотопу заповідника «Асканія-Нова», гон у лані поєднує у собі риси усіх вищезгаданих характеристик і, разом з тим, виявляє власні оригінальні особливості. Найбільш значною особливістю репродуктивної поведінки лані є наступний факт: дорослі самці не закріплюють за собою якусь певну, обмежену територію; вони активно пересуваються по всій площі загонів, самостійно розшукують групи самок і приєднуються до них.

Матеріал та методи

Проводили візуальні спостереження за стадом ланей загальною чисельністю від 286 (дані на початок 1995 р.) до 75 (дані на початок 1998 р.) голів. Основне поголів'я тварин утримувалося на території двох загонів Великого Чапельського поду (1550 и 807 га) зоопарку «Асканія-Нова».

Результати та обговорення

Наші спостереження за ланню європейською протягом кількох років (1995–1997 рр.) показали, що ймовірними зовнішніми ознаками наближення гону у самців цього виду, як і в інших представників родини оленячих (Cervidae), є зчісування рогів та початок осіннього линяння. Це відбувається в кінці серпня — на початку вересня внаслідок підвищення у крові тварин концентрації статевих гормонів. У цей час придатки їхніх сім'яників уже заповнені дозрілими сперміями. Зовні зміна поведінки самців виражається лише в тому, що тварини стають більш рухливими, занепокоєними. Молоді (1,5-річні) самці стрибають один на одного, демонструючи обіймальний рефлекс; серед дорослих самців часто виникають сутички, які, щоправда, не носять агресивного характеру. Зчепившись рогами, вони ліниво, впівсили крутять головою, переважуючи один одного з одного боку на інший. Це заняття вони переривають будь-якої миті і мирно пасуться поряд. Здебільшого ж антагоністичні відносини проявляються у тому, що крупніші самці лише погрожують молодим (опустивши голову, роблять короткий випад в сторону останніх). В усіх відзначених нами випадках слабший самець відходив дещо в сторону, не виявляючи страху перед нападником. У цей період збільшується кількість самців-одинаків, які не змішуються з групами інших сам-

ців, але і до самок цікавості не виявляють, хоча їх наявність в групах самок реєструється досить часто. Це зумовлено, на наш погляд, обмеженістю території загонів зоопарку та високою щільністю заселення їх тваринами.

На півдні України перші ознаки статевої активності у лані відзначаються у близькі строки: у 1995 р. — в кінці I декади жовтня, у 1996 р. — на початку II декади жовтня, у 1997 р. — в середині I декади жовтня. Стан тварин у цей період характеризується різкою зміною їхньої поведінки та зовнішнього вигляду. У самців помітно збільшується об'єм шиї, набухають брови; очі набувають червонуватого кольору, помітно збільшується ямка окової залози, з якої постійно виділяється темний секрет. Змінюється також їхня комплекція; під кінець гонів активні самці дуже худнуть — у них западає живіт, вигинається спина, і вони набувають «горбатого» вигляду. К. Фішер (Fischer, 1991) пояснює це явище тим, що самці лані протягом майже 1,5 міс практично нічого не їдять і втрачають у цю пору близько 28 кг маси тіла. Цей факт автор пояснює також великими затратами енергії та часу на пошук самок, складний шлюбний ритуал та антагоністичні відносини з самцями-конкурентами. М. Аполоніо та співавт. (Apollonio et al., 1994) зниження харчової активності пояснюють існуванням певних фізіологічних механізмів, і зокрема негативним впливом хімічних речовин, які виробляються препуціальними залозами і зумовлюють відсутність апетиту у самців. За нашими спостереженнями, самці лані не припиняють споживати корм навіть під час найбільш активної фази гону. Про це свідчать дані розтинів активних у статевому відношенні самців, зокрема дослідження їх шлунково-кишкового тракту: у цей період рубець завжди був заповнений певною кількістю свіжоспожитої їжі. Самці ж, які не беруть активної участі у гоні, взагалі не втрачають апетиту і мало змінюються навіть зовні.

Протягом усього періоду гону самець постійно знаходиться у стані крайнього збудження. У нього спостерігаються фрикційні рухи статевого члена і препуція, які супроводжуються розбризкуванням сечі. Самець часто лягає на ділянку, густо политу сечею і треться об землю рогами, головою, шиєю, закидає себе шматками багна, внаслідок чого набуває дуже неохайного вигляду.

У цей час між самцями вже відбуваються справжні турнірні бої. Але, незважаючи на постійну браваду, сильне збудження і погрози, запеклі бійки між самцями лані трапляються досить рідко. Як правило, молодий самець втікає, досить дорослому нахилити голову в його бік. Але навіть зустрічі самців одного віку рідко закінчуються справжньою бійкою, яку ми опишемо більш детально.

На периферії великого стада ланей ми помітили двох самців, приблизно одного віку і розміру. Вони кружляли, розташувавшись боком один до одного. Голови тварини тримали високо піднятими і спрямованими в протилежні сторони, слідкуючи скоса (не повертаючи голови) за рухами супротивника. В якійсь мірі це нагадувало «паралельний марш» благородних оленів (Vos et al., 1997). Автори описують цей зразок поведінки, як один із етапів «турнірної боротьби». Дорослі бики на певній відстані один від одного рухаються паралельним курсом в один бік на відстань кількох десятків метрів, розвертаються і починають рухатися в інший, знову розвертаються, зупиняються, повернувшись один до одного, погрожують рогами і знову рушають далі. «Паралельні марші» тривають кілька хвилин, зрідка навіть до півгодини і, як правило, закінчуються сутичкою.

Тривалість цього ритуалу у лані досягала лише кількох секунд, після чого один із самців зненацька наносив іншому удар рогами вбік, але суперник завжди встигав підставити роги. Зчепившись рогами, «дуелянти» починали інтенсивно крутити головою, намагаючись притиснути один одного до землі. Сутичка переривалася так само зненацька, як і починалася, і самці знову розташовувалися паралельно один до одного. Далі все повторювалося ще декілька разів за тим же

сценарієм. На перший погляд, здавалося, що інші тварини поводили себе абсолютно індиферентно. Але через деякий час з протилежного кінця стада до них підійшов крупніший самець. Наблизившись, він прийняв аналогічну позу і кілька секунд кружляв навколо самців, які в цей час зчепилися рогами і не звертали на нього уваги. Зненацька крупний (3-й) самець накинувся на ближнього «дуелянта». На якусь хвилину останній опинився між двома парами рогів. Прибулий самець встиг нанести йому кілька потужних ударів у бік та задню частину тулуба, після чого той швидко ретирувався далеко в сторону. Відразу ж (без «ритуального маршу») крупний (3-й) самець атакував другого «дуелянта» і через кілька секунд потіснив і його. Переможець не переслідував утікачів: залишившись на місці сутички, він довго проходжався біля стада самок з високо піднятою головою, видаючи низькі гортанні звуки.

У ланей, як і в інших представників оленячих, у сутичках часто перемагає не той самець, що має більшу крону рогів, а той, у якого більша маса тіла, а отже, і фізична сила. Адже сутичка зводиться до того, щоб потіснити суперника, а удари наносяться вже тоді, коли він, втікаючи, підставляє незахищені частини тіла.

Відомо, що самці оленів у період статевої активності використовують певний видоспецифічний набір акустичних сигналів. Зокрема, самці марала видають низькі трубні протяжні звуки, що нагадують виття чи коротке, уривчасте ревіння віслюка. Голос плямистого оленя являє собою короткий різкий посвист, який переходить у більш протяжне грубе ревіння. Не буде перебільшенням сказати, що самці лані є порівняно «мовчазними». Вони подають специфічні («рохкаючі») звуки лише в період крайнього збудження, при наявності самок у стані підвищеної статевої активності, появі самців-суперників тощо. Самець може «рохкати» стоячи чи рухаючись. В обох випадках він витягує голову вперед, при цьому часто та різко закидає її вгору. Звуки виходять уривчастими, віддалено схожими на приглушений шум тракторного двигуна.

Функціональне значення ревіння в оленів досить різноманітне. Воно є невід'ємною частиною ритуалу залицяння самця до самки, дає можливість самцеві (без зайвих витрат енергії) за тембром голосу виявити вік та ранг потенційного суперника і є зовнішнім подразником, який стимулює більш швидке настання овуляції у самок (McComb, 1987).

Судячи з активності сперматогенезу у самців лані, їх здатність до парування з'являється задовго до початку гону, який починається через 1—2 тижні після перших проявів статевої активності (Стекленев, 1979, 1993). Слово «гін» дуже точно відображає поведінку самців; вони постійно і невідступно переслідують самок. У 1995 р., наприклад, початок цього процесу припав на середину III декади жовтня, кінець — на I декаду листопада; у 1996 р. гон продовжувався з початку III декади жовтня до середини I декади листопада; у 1997 р. — з середини II декади жовтня — до кінця жовтня. Отже тривалість гону в умовах півдня України складає близько двох тижнів, що і визначає період підвищеної статевої активності самок (Стекленьов, 1979, 1993).

На початкових етапах гону самки тримаються великими групами, і самець, приєднавшись до однієї з них, стає її господарем. Протягом 1995—1996 рр., починаючи з II декади жовтня, ми неодноразово спостерігали гареми, в яких нараховувалося від 20 до 40 самок і лише один дорослий самець, у природних умовах гарем складає в середньому 4,8—6,3 самки (Apollonio et al., 1989).

На цьому етапі гону статеву активність виявляють лише окремі самки, тому поведінка самця визначається в основному загальною поведінкою усієї групи самок. В цей період самки пасуться, поступово пересуваючись по площі всього загону. Самець супроводжує їх, завжди знаходячись на периферії стада, і завертає самок, які намагаються покинути його. Робить він це не настійно — переслідує

їх 20–30 м і знову повертається до стада. В цей час він досить терпляче ставиться до наявності в стаді молодих самців, які, щоправда, намагаються не траплятися йому на шляху, а в разі зустрічі з ним завжди приймають позу покори, опускаючи низько голову. Він навіть не звертає уваги, коли молоді самці починають активно залицятися до самок. Напевно, активність останніх являється чинником, що стимулює у самок дружнє настання «охоти». В цей період дорослий самець починає характерно «рохкати», флемувати. По мірі активізації статевих процесів у самок змінюється і поведінка самця: витягнувши морду і постійно облизуючи губи, він все частіше підходить до окремих самок, намагається доторкнутися мордою до їх крупу. У більшості випадків реакція самок у цей період негативна — вони негайно втікають. Така поведінка гаремного самця виявляється навіть тоді, коли більшість самок відпочиває. Самець ходить поміж них, час від часу підіймає якусь, штовхаючи мордою. Період такого безрезультатного залицяння продовжується 14–16 діб і відображає фізіологічний стан самок, який у більшості випадків характеризується тихим проходженням естральних періодів з овуляцією дозрілих фолікулів у їхніх яєчниках (Стекленев, 1979; 1993). Наступні естральні періоди проходять уже з явними ознаками активної поведінки самок і значно більшої зацікавленості з боку самців. Самка, яка знаходиться у стані підвищеної статевої активності, поводить себе збуджено, намагається покинути групу; її збудження передається іншим самкам. Для самця у такому випадку гарем відходить на другий план, а основним об'єктом мотивації його поведінки стає саме ця самка, яку він все ж намагається утримати в межах гарему. Якщо ж самці вдається покинути групу, то самець також залишає гарем, переслідуючи її на велику відстань (інколи до 2 км). Коли ж у гаремі виявляється більше ніж одна самка у стані підвищеної статевої активності, то самець, як правило, переслідує ту, яка перша покидає групу. У цей час, за умови відсутності основного самця, в гарем можуть проникнути «холості» самці.

Р. С. Кравченко (1971), яка також спостерігала гони лані у заповіднику «Асканія-Нова», вказує, що самець відбиває «охочу» самку від загального стада і переслідує її до тих пір, доки не «покриє». При цьому автор наголошує, що переслідування інколи продовжується до 2 діб. Втомлену самку, яка лягає відпочити, самець підіймає ударами копит та рогів, а якщо і сам втомлюється, то лягає поряд з нею і відпочиває протягом 2–3 год. При спробі самки приєднатися до стада, він затримує її і гонить у протилежному напрямку.

На перший погляд, дійсно, складається враження, що самець агресивно ставиться до самки; він переслідує її, низько опустивши голову і виставивши роги, часто видає «рохкаючі» звуки. Провівши більш детальні спостереження, ми дійшли висновку, що самець, навпаки, намагається зупинити самку, забігаючи спереду і перетинаючи їй дорогу. Самка при цьому також характерно рухається — голову тримає низько опущеною, хвіст — піднятим, вуха — прищуленими, високо і незграбно підкидує задню частину тулуба. При цьому самка видає звуки, що віддалено нагадують глухий стогін. Самець переслідує її до тих пір, поки вона не повернеться назад. Якщо самка втомиться і лягає, то самець зупиняється і чекає на неї, не виявляючи ніяких ознак агресії. Після того як самка встане, він гонить її у бік гарему, який весь час (враховуючи відкритість ландшафту) залишається у полі його зору. Якщо ж за час відсутності самця його гарем розпадається чи приєднується до іншого гарему, то самець гонить самку до найближчої групи «вільних» самок.

У тих випадках, коли «естральна» самка втікає до іншого гарему, переслідуючий її самець зупиняється на відстані близько 20 м від нього і через певний час повертається до свого гарему. Місцевий самець активізується, починає приділяти увагу новій самці, а при наближенні самця — попереднього господаря самки — починає голосніше «рохкати» і переміщатися в його бік.

Таким чином, можна дійти висновку, що навколо кожного гарему існує певна територія радіусом близько 20 м, у межах якої самці намагаються утримати своїх самок. Якщо втікаюча самка не перебуває у стані статевої активності, то самець переслідує її лише впродовж згаданої відстані, а потім перестає звертати на неї увагу. Коли з гарему втікають самки, які знаходяться в стані естрального збудження, то самці переслідують їх більш тривало, але ніколи не пересікають «захисної смуги» навколо чужого гарему.

Відмінності у поведінці самця на різних етапах гону залежать від ступеня активності самок. Якщо у гаремі на даний момент немає самки у стані еструсу, то він охороняє гарем і територію навколо нього. Якщо в гаремі з'являється «естральна» самка, то самець всю свою увагу концентрує на ній. Загалом, самець охороняє свій «навкологаремний відділок» і з повагою ставиться до чужого. А оскільки самці з гаремами постійно переміщуються по площі загону, то разом з ними переміщуються і ці «навкологаремні відділки». У досліджуваному випадку нами застосовано термін «рухлива територіальність».

Сам процес формування гарему теж має свої особливості. У більшості випадків самці кожен ранок формують їх заново. Надвечір у сутінках самки активізуються і, незважаючи на всі зусилля самця, більшість з них розбігається. За нашими спостереженнями, на світанку більшість з них тримаються групами по 2–4 голови, поступово змішуючись з іншими і утворюючи більші угруповання. В цей час до них приєднуються активні самці, в першу чергу вирізняючи ті групи, в яких наявні естральні самки. Іншим чинником, що зумовлює зацікавленість самців, є розмір групи самок. Якщо самку «в охоті» самець не покриває вдень, то, звичайно, він не залишить її і вночі, і гарем без належної уваги за ніч розпадеться. Коли ж естральні самки в гаремі відсутні, то самцю часто вдається утримати його і вночі. Якщо за ніч кілька самок відіб'ються від нього, то вранці у більшості випадків вони повернуться назад, підкоряючись інстинкту стадності.

Треба відзначити ще одну особливість шлюбної поведінки тварин, на яку вказує Н. Вайтхед (Whitehead, 1994) і яка, за нашими спостереженнями, притаманна лані — так зване конкурентне розмноження бродячих самців. Воно стосується в основному статевої поведінки молодих самців, які не здатні захищати свою територію, оскільки ще не досягли фізіологічної зрілості і зазнають поразки в антагоністичних відносинах з дорослими. Але оскільки в статевому відношенні вони досить активні, то часто досягають репродуктивного успіху, і трапляється це у більшості випадків тоді, коли у стаді з'являється одночасно кілька «естральних» самок. За нашими спостереженнями, такі самці (в основному віком від 1,5 до 3,5 років) тримаються групами і, якщо знаходять самку у стані статевої активності (охоти), паруються з нею (часто насильно), не виявляючи між собою ніяких антагоністичних відносин.

Зниження статевої активності відбувається поступово; її закінчення інколи зумовлюється різким похолоданням, як це трапилося на початку III декади листопада 1995 р., коли різко впала температура, і випав сніг. Але і в наступні роки, незважаючи на відсутність різких перепадів температури, зниження статевої активності реєструвалося у близькі строки (в кінці II декади 1996 р. та в середині II декади листопада 1997 р.).

Нормальні статеві процеси, судячи з наших спостережень, відбуваються у лані також у пізньоосінній та зимовий періоди. У ці строки в загальному стаді ланей нерідко спостерігаються випадки прояву статевої активності окремих самок та їхнє плідне парування з досить активними ще в цей період самцями. Ця особливість підтверджується морфологічними та гістологічними дослідженнями генеративних органів лані (Стекленев, 1979, 1993), а також пізніми строками отелень у деяких самок (Смаголь, 2001). Розтягненість періоду гаметогене-

зу, статевої активності, сезонів парування та народження потомства вказує на поступову доместикацію цього виду тварин у зоопарку «Асканія-Нова» в умовах замкнутої популяції і напіввільного утримання вже більше сотні років.

Кравченко Р. С. Эколого-морфологические особенности европейской лани в зоопарке «Аскания-Нова» // Вестн. зоологии. — 1971. — **5**, № 2. — С. 22—26.
Смаголь В. М. Особливості отелення лані європейської (Dama dama L.) в заповіднику «Аскания-Нова» // Наук. вісник Ужгородського нац. ун-ту. Сер. Біологія. — 2001. — Вип. 9. — С. 278—280.
Стекленев Е. П. Сезонные изменения воспроизводительной способности европейской лани (Dama dama L.), акклиматизируемой на юге Украины // Вестн. зоологии. — 1979. — № 6. — С. 50—54.
Стекленев Е. П. Видовые особенности размножения и акклиматизации отдельных представителей семейства оленьих (Cervidae) в условиях полувольного содержания на юге Украины // Фундаментальные и прикладные исследования в зоопарках. — Ростов-на-Дону, 1993. — Вып. 1. — С. 98—111.
Apollonio M. Lekking in fallow deer: Just a matter of density? // Ethol. Ecol. and Evol. — 1989. — **1**, N 3. — P. 291—294.
Apollonio M., Festa-Bianchet M., Mari F. Correlates of copulatory success in fallow deer lek // Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1989. — **25**, N 2. — P. 89—97.
Apollonio M., Chines A., Mantovani R., Gagliardo A. Differences in feeding rate among sex and age classes of fallow deer in relation to cutting activities: [Pap.] 15th Meet. Ital. Soc. Study Anim. Behav., Castiglione della Pescaia, Italy, Sept. 22—24, 1992 // Ethol. Ecol. and Evol. — 1994. — **6**, N 3. — P. 406—407.
Carranza J. Lekking in red deer? A comment of the concept of lek // Ecology. — 1992. — N 2. — P. 83—90.
Clutton-Brock T. Lekking in ungulates // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. Y., Aug. 17—22, 1992: Abstr. — N. Y. : Princeton, 1992. — P. 53.
Clutton-Brock T. H., Hiraiwa-Hassegawa M., Robertson A. Mate choice on fallow deer leks // Nature. — 1989. — **340**, N 6233. — P. 463—465.
Deutsch J. C. Mate choice copying and the intensity of selection on ungulate leks // Evolution 93. Fourth Congr. Europ. Soc. Evol. Biol. Montpellier (France), Aug. 22—28, 1993 // Univ. Montepellier. II. — Montepellier, 1993. — P. 98.
Festa-Bianchet M., Apollonio M., Mari F., Rasola G. Aggression among lekking male fallow deer (Dama dama L.): territory effects and relationship with copulatory success // Ethology. — 1990. — **85**, N 3. — P. 236—246.
Fischer K. Janrespeiodische veranderungen in tragerumfang und das feistzeit-syndrom-zwei sekundare geschlechtsmerkmale und ihre ontogenese // Trans. 20th Congr. Int. Union Game Biol., Godollo, Aug. 21—26, 1991. Pt. 2. — Godollo, 1991. — P. 547—551.
Hiraiwa-Hassegawa M. Lek-mating in fallow deer — a mathematical model // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. Y., Aug. 17—22, 1992: Abstr. — N. Y. : Princeton, 1992.
McComb K. Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds // Nature. — 1987. — **330**, N 6149. — P. 648—649.
Vos A., Geist V. A review of behavior of the North American Cervids during the reproductive period // Amer. Midland Naturalist. — Indiana : Univ. Notre Dame, 1967. — **77**, N 2. — P. 390—417.
Whitehead H. Delayed competitive breeding in roving males // J. Theor. Biol. — 1994. — **166**, N 2. — P. 127—133.